

УДК 591.473.2

**МЫШЕЧНАЯ СИСТЕМА МЕТАЦЕРКАРИЙ  
MICROPHALLUS PYGMAEUS (TREMATODA: MICROPHALLIDAE)**

© Д. Ю. Крупенко

Санкт-Петербургский государственный университет,  
кафедра зоологии беспозвоночных  
Университетская наб., 7—9, С.-Петербург, 199034  
E-mail: ash-and-smoke@mail.ru  
Поступила 03.02.2010

Описана мускулатура стенки тела, прикрепительных органов (ротовая и брюшная присоски) и внутренних органов (пищеварительный тракт, мочевой пузырек, протоки половой системы) метацеркарий *Microphallus pygmaeus* (Microphallidae). Обнаружено необычное расположение продольных и диагональных волокон кожно-мускульного мешка в задней части тела метацеркарий. Продольные волокна дорсальной и латеральных поверхностей тела метацеркарий дугообразно обходят отверстие экскреторной поры по ее вентральному краю. В задней части на брюшной стороне обнаружена группа дополнительных диагональных мышц.

*Ключевые слова:* *Microphallus pygmaeus*, метацеркарии, мускулатура, анатомия.

Сем. Microphallidae объединяет представителей, характеризующихся одним из наиболее специализированных среди трематод комплексом признаков. Как и для других представителей отряда Plagiorchiida, для микрофаллид характерна чрезвычайно глубокая специализация партеногенетического поколения и сильная ювенилизация особей гермафродитного поколения (Galaktionov, Dobrovolskij, 2003).

Цель нашей работы — комплексное изучение мускулатуры инвазионных метацеркарий *Microphallus pygmaeus* (Microphallidae). Для *M. pygmaeus* характерно сокращение онтогенеза гермафродитного поколения, и в частности маригогонии. Метацеркариогенез протекает в первых промежуточных хозяевах — моллюсках рода *Littorina* (Prosobranchia: Mesogastropoda: Littorinidae) (Белопольская, 1949); это характерно для всех микрофаллид группы «*pygmaeus*» (Галактионов, 1993). В качестве окончательного хозяина используются различные водоплавающие птицы, однако наибольшую специфичность *M. pygmaeus* проявляет по отношению к гаге обыкновенной (*Somateria mollissima*) (Галактионов, Добровольский, 1984; Галактионов, 1993). Гаги заражаются при поедании моллюсков, содержащих инвазионных метацеркарий (Белопольская, 1949). При этом в пищеварительном тракте окончательного хозяина всего за 2—3 дня метацеркарии

достигают половозрелой стадии мариты и приступают к продукции яиц (Галактионов, 1993). Таким образом, период роста и морфогенетических перестроек метацеркарий при маритогонии весьма ограничен. Неудивительно, что метацеркарии морфологически незначительно отличаются от половозрелого червя: при созревании марит *M. pygmaeus* немного увеличивается постацетабулярный отдел тела вследствие заполнения матки яйцами (Белопольская, 1963).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Инвазионные метацеркарии *Microphallus pygmaeus* получены из спорцист, извлеченных из гепатопанкреоса брюхоногих моллюсков рода *Littorina* (группа видов «*saxatilis*»). Моллюски были собраны на литорали губы Ярнышной и губы Оскара (Восточный Мурман, Баренцево море, биостанция Мурманского морского биологического института) в августе 2007 и 2008 гг.

Метацеркарий фиксировали 4%-ным раствором параформальдегида в фосфатном буфере (PBS). Окрашивание проводили раствором TRITC-фаллоидина в течение 30 мин; далее объект дважды отмывали в PBS (по 15 мин) и заключали в раствор глицерина на PBS (1/9). Препараты просматривали на конфокальном микроскопе Leica TCS SPE. Всего было изготовлено 5 препаратов с метацеркариями *M. pygmaeus* (из разных особей литторин). Описания составлены по 11 экз. метацеркарий.

Измерения сделаны с помощью программы LAS AF version: 1.7.0 build 1240 (©2005—2007 Leica microsystems CMS GmbH). Размеры присосок приведены с точностью до 1 мкм; все прочие измерения — с точностью до 0.5 мкм. При указании размеров присосок приводятся два параметра: длина по переднезадней оси и поперечный диаметр (протяженность по дорсо-вентральной оси не указана, поскольку она варьирует в зависимости от физиологического состояния присоски на момент фиксации).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Мышечные элементы кожно-мускульного мешка метацеркарий *Microphallus pygmaeus* представлены тремя основными слоями: наружный состоит из кольцевых волокон, подлежащий — из продольных, внутренний — из диагональных (рис. 1, а—г). Кольцевые и продольные волокна расположены достаточно часто и в преацетабулярном, и в постацетабулярном отделах. Расстояния между соседними волокнами в целом не превышают 1 мкм. При этом для кольцевых мышечных волокон иногда характерна парность расположения: расстояния между парами мышечных волокон достигают 1 мкм, расстояния же между мышечными волокнами одной пары — 0.5 мкм (рис. 1, в). В районе парных железистых органов, расположенных по бокам в генеративном отделе тела, продольные волокна лежат более разрежено: расстояния между соседними достигают 3—4 мкм (рис. 1, г). На заднем конце тела продольные мышечные волокна характеризуются сложным расположением. На вентральной стороне они идут вдоль продольной оси тела и оканчиваются, не доходя до отверстия экс-

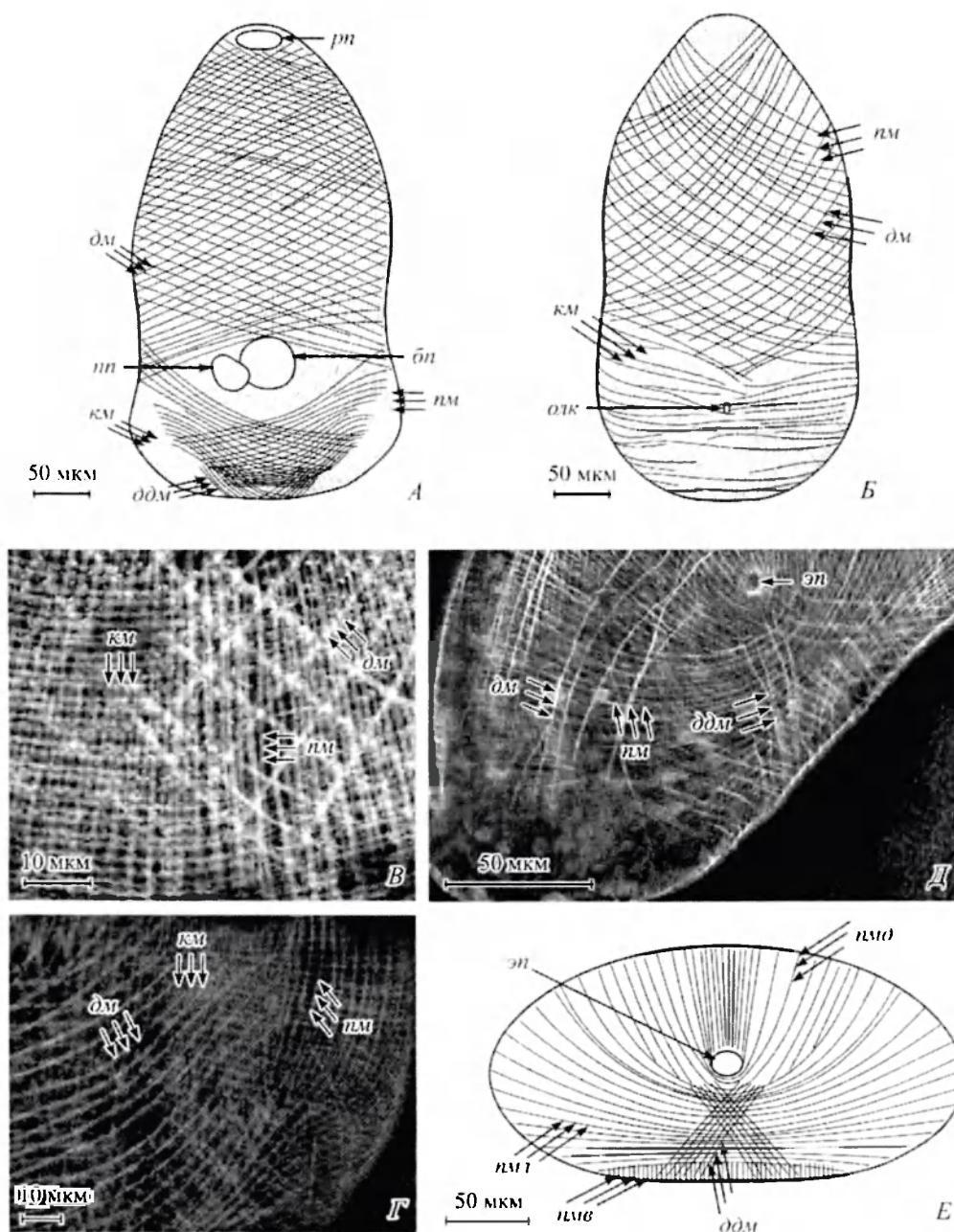


Рис. 1. Кожно-мускульный мешок метацеркарий *Microphallus pygmaeus*.

*A* — схема расположения мышечных волокон кожно-мускульного мешка на вентральной стороне (кольцевые волокна изображены только на левой половине тела, продольные — на правой); *Б* — схема расположения мышечных волокон кожно-мускульного мешка на дорсальной стороне (кольцевые волокна изображены только на левой половине тела, продольные — на правой); *В* — участок кожно-мускульного мешка в передней части тела на дорсальной стороне (изображение с конфокального сканирующего лазерного микроскопа (КСЛМ)); *Г* — участок кожно-мускульного мешка в районе железистых органов (задний конец тела, вид с брюшной стороны) (изображение с КСЛМ); *Д* — кожно-мускульный мешок, вид с заднего конца тела (изображение с КСЛМ), *Е* — схема расположения продольных и диагональных мышечных волокон на заднем конце тела. *бп* — брюшная присоска; *ддм* — дополнительные диагональные мышцы;

креторной поры. Продольные волокна дорсальной и латеральных сторон тела сплошной лентой огибают экскреторную пору по ее вентральному краю, т. е. они расположены U-образно (рис. 1, д, е). Только небольшая медианная группа волокон спинной поверхности оканчивается у экскреторной поры. Таким образом, продольные волокна спинной и латеральных поверхностей тела в районе вентрального края экскреторной поры лежат почти параллельно кольцевым.

Диагональные волокна нередко группируются в пучки по 2—3 волокна в толщину. И в локомоторном, и в генеративном отделах тела они лежат достаточно редко, на некоторых участках — нерегулярно; расстояния между ними сильно варьируют — от 4 до 11 мкм (рис. 1, а—г). На дорсальной стороне в передней части тела диагональные волокна пересекаются под прямым, а порой и под острым углом. Однако ближе к заднему концу тела угол становится тупым, и в задней части генеративного отдела диагональные волокна лежат перпендикулярно сагиттальной плоскости тела. Кроме того, в этой области они расположены весьма нерегулярно (рис. 1, б). На брюшной стороне тела угол пересечения диагональных мышц тупой, в локомоторном отделе он составляет около 120°; в генеративном отделе — до 150°. На вентральной стороне, в задней части тела имеется группа диагональных мышц, пересекающихся почти под прямым углом (рис. 1, а, д, е). Они расположены в последней трети постацетабулярного отдела. Эти мышцы обозначены как дополнительные диагональные.

Паренхимная мускулатура метацеркарий *M. pygmaeus* представлена в основном дорсо-вентральными волокнами, а также двумя группами специализированных волокон, связанных с брюшной присоской. Расположение дорсо-вентральных мышечных волокон в локомоторном и генеративном отделах тела метацеркарии значительно различается. Если в первом на 100 мкм<sup>2</sup> приходится в среднем около 8 волокон, то во втором — 3—4, а в районе желточников они вообще отсутствуют (рис. 2, а, б, д). При этом в постацетабулярном отделе большинство дорсо-вентральных волокон расположено группами по 2—4 шт.

Назад от брюшной присоски, в глубь тела отходит пара крупных мышечных пучков, которые, по-видимому, служат задними ретракторами брюшной присоски (рис. 2, в, д). Кроме того, от заднего края брюшной присоски отходят короткие и редкие волокна, обозначенные как постерио-радиальные (рис. 2, г, д). Они расположены неглубоко, непосредственно под кожно-мускульным мешком.

Ротовая присоска вытянута в ширину. Ее длина по переднезадней оси варьирует от 38 до 49 мкм, поперечный диаметр — от 49 до 56 мкм. Устье расположено субтерминально. Мускулатура ротовой присоски представлена слоями кольцевых, меридиональных и радиальных мышц (рис. 3, а, в). Самый периферический слой представлен кольцевыми волокнами, переходящими с внешней (обращенной к «паренхиме») стороны присоски на внутреннюю (обращенную к полости присоски). Расстояния между сосед-

дм — диагональные мышцы; км — кольцевые мышцы; олк — отверстие Лаурсова канала; лм — продольные мышцы; лмв — продольные мышцы вентральной поверхности тела; лмд — продольные мышцы дорсальной поверхности тела; лмл — продольные мышцы латеральных поверхностей тела; пп — половая пилла; рп — ротовая присоска; эп — экскреторная пора.

Fig. 1. Skin-muscular sac of the *Microphallus pygmaeus* metacercaria.

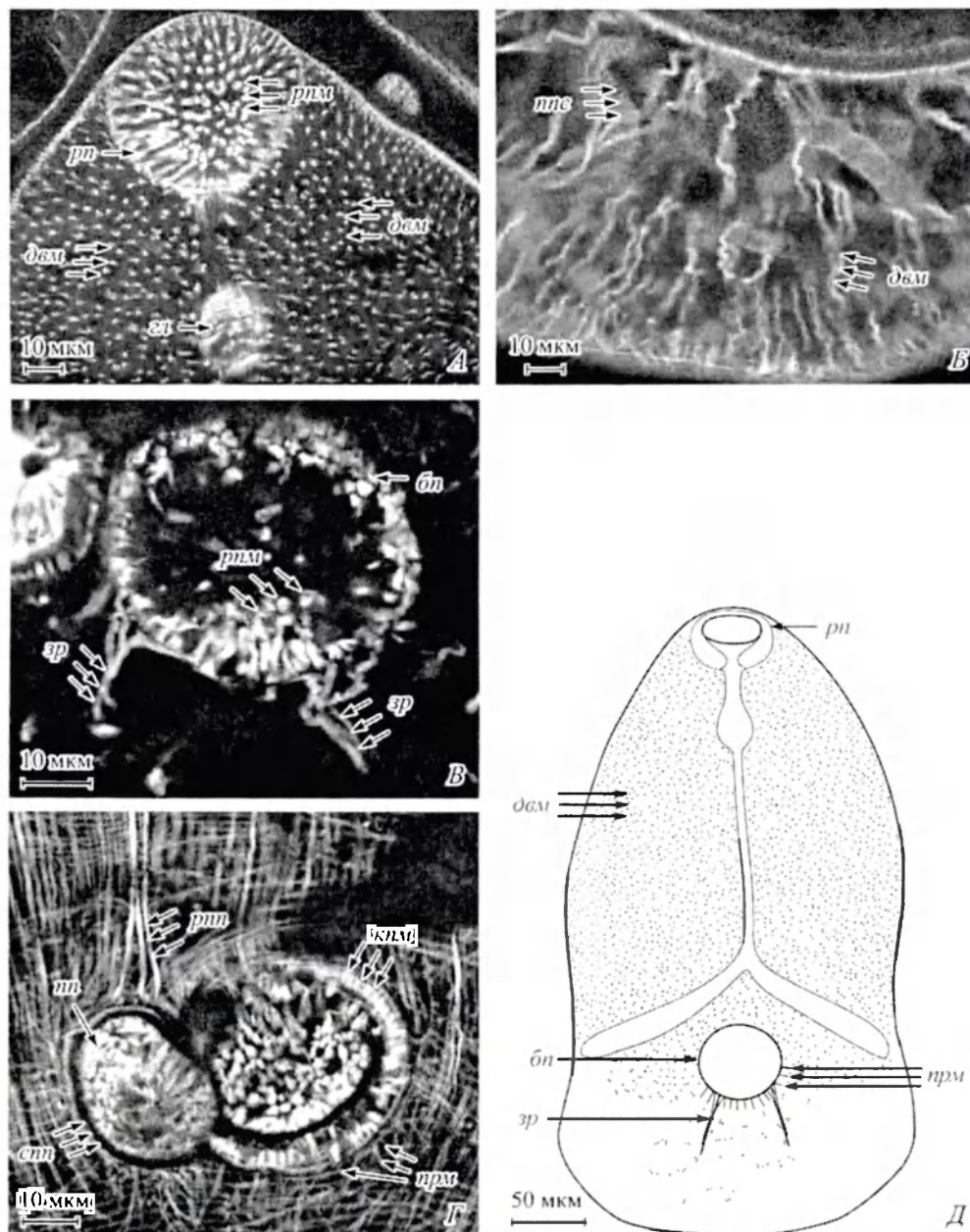


Рис. 2. Паренхимная мускулатура метацеркарий *Microphallus pygmaeus*.

А — фронтальный оптический срез переднего конца тела (изображение с КСЛМ); Б — поперечный оптический срез через генеративный отдел тела (изображение с КСЛМ); В — серия фронтальных оптических срезов в районе брюшной присоски (изображение с КСЛМ); Г — кожно-мускульный мешок и подлежащая паренхимная мускулатура в районе брюшной присоски и половой папиллы (изображение с КСЛМ); Д — схема расположения паренхимной мускулатуры. гл — глотка; дvm — дорсо-вентральные мышцы; зр — задние ретракторы брюшной присоски; кlm — кольцевые мышцы присоски; nnc — протоки половой системы; prm — постерио-радиальные мышцы; prm — радиальные мышцы присоски; pnt — ретракторы половой папиллы; сnn — сфинктер вокруг ямки половой папиллы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Parenchymal musculature of the *Microphallus pygmaeus* metacercaria.

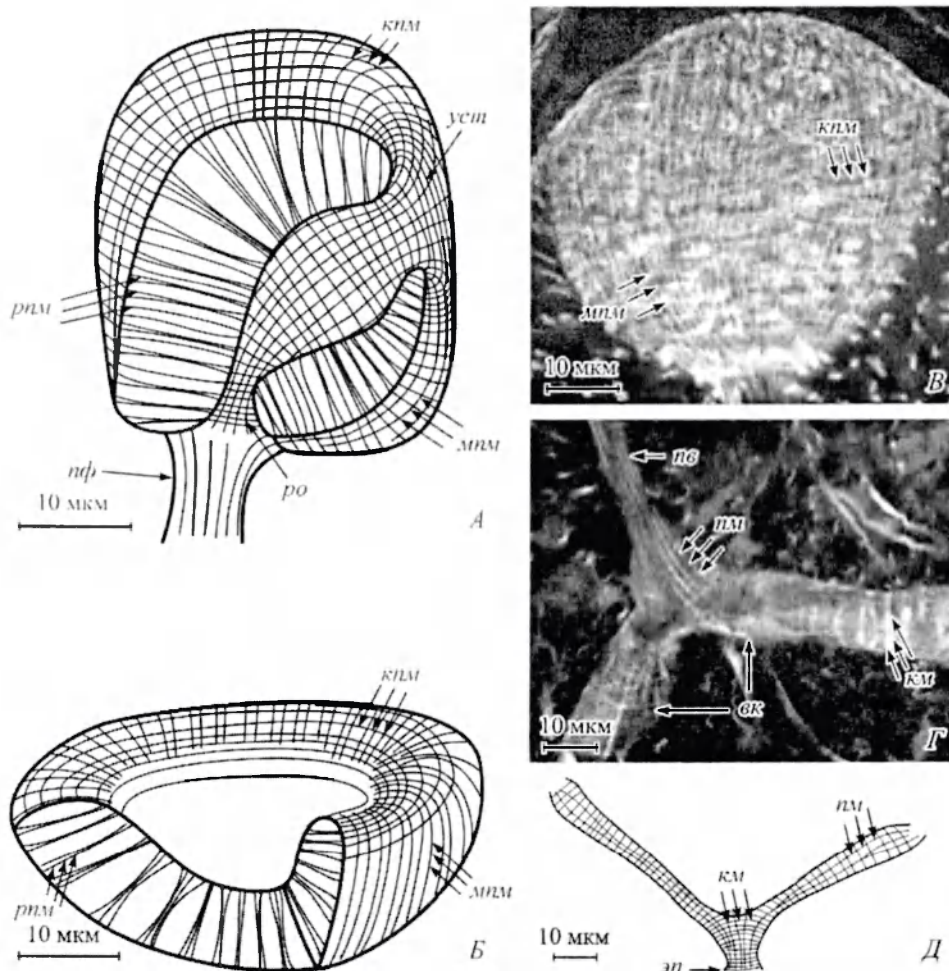


Рис. 3. Мышечные элементы присосок, пищеварительного тракта и мочевого пузыря метатеркарий *Microphallus pygmaeus*.

А — схема расположения мышечных волокон ротовой присоски; Б — схема расположения мышечных волокон брюшной присоски; В — дорсальная поверхность ротовой присоски (изображение с КСЛМ); Г — район бифуркации кишки (изображение с КСЛМ); Д — схема расположения мышечных волокон в стенке мочевого пузыря. *вк* — ветви кишки; *мпм* — меридиональные мышцы присоски; *нв* — пищевод; *нф* — префаринкс; *ро* — ротовое отверстие; *уст* — устье присоски. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 3. Muscular elements of the suckers, digestive tract, and excretory bladder of the *Microphallus pygmaeus* metacercaria.

ними наружными кольцевыми волокнами составляют от 0.5 до 1 мкм. Волокна внутренней части кольцевого слоя расположены более часто, расстояния между ними составляют около 0.5 мкм. В глубине ротовой присоски, вокруг ротового отверстия они образуют сфинктер. Также сфинктер из кольцевых волокон имеется вокруг устья присоски. Глубже лежит слой меридиональных волокон. Расстояния между соседними волокнами составляют до 1 мкм. Наружные меридиональные мышечные волокна непосредственно переходят в продольные мышцы префаринкса. Основной объем

ротовой присоски заполнен мощно развитыми радиальными мышцами. На 100 мкм<sup>2</sup> приходится в среднем 10 пучков (по 2—4 волокна); толщина их составляет около 2 мкм. И на наружных, и на внутренних концах радиальных пучков имеются более или менее развитые терминальные конусы.

Брюшная присоска смещена от середины тела в заднюю часть примерно на четверть от общей длины червя. Ее длина по переднезадней оси варьирует от 40 до 52 мкм, поперечный диаметр — от 38 до 60 мкм. В стенке брюшной присоски имеются кольцевые, меридиональные и радиальные мышечные волокна (рис. 3, б). Лежащие по периферии кольцевые волокна образуют сфинктер в районе устья. В других частях присоски они не прослеживаются. Меридиональные волокна обнаруживаются только в наружной (обращенной к паренхиме) части присоски, расстояния между ними — от 0.5 до 1 мкм. Радиальные волокна занимают основной объем присоски. Толщина их достигает 2 мкм, на 100 мкм<sup>2</sup> приходится в среднем до 15 пучков (по 2—5 волокон). На наружных и на внутренних концах имеются терминальные конусы.

В стенке пищеварительного тракта имеются слои наружных (обращенные к «паренхиме») продольных и внутренних (обращенные к просвету) кольцевых мышечных волокон. Однако в стенке префаринкса различимы только продольные волокна (рис. 3, а). Глотка — типичная для трематод — массивного типа (pharynx bulbosus). В пищеводе расстояния между соседними как кольцевыми, так и продольными волокнами составляют 1 мкм; в ветвях кишки и те и другие волокна расположены намного реже: расстояния между ними достигают 5 мкм (рис. 3, г).

Мочевой пузырек *M. rugtaeius* V-образной формы; он открывается экскреторной порой на заднем конце тела терминально. Вокруг отверстия экскреторной поры залегает сфинктер из кольцевой мускулатуры. В стенке мочевого пузырька имеются продольные и кольцевые мышечные волокна (рис. 3, д). В общей части мочевого пузырька расстояния между соседними кольцевыми волокнами — около 0.5 мкм, между продольными — около 1 мкм. В ветвях мочевого пузырька расстояния между соседними кольцевыми волокнами — до 2 мкм, между продольными — до 3 мкм. Продольные волокна в ветвях мочевого пузырька лежат нерегулярно.

Метацеркарии *M. rugtaeius* имеют полностью сформированную (но не функционирующую) половую систему. Семенники парные, расположены по бокам тела, позади брюшной присоски, впереди и дорсальнее желточников. В их стенке имеются тонкие и редко расположенные кольцевые мышечные волокна (расстояния между соседними волокнами — около 3 мкм) (рис. 4, б). От семенников отходят семявыносящие каналы (диаметр — 2 мкм), объединяющиеся в общий проток (диаметр — 4 мкм) непосредственно над брюшной присоской. Мышечные элементы в стенке семявыносящих каналов представлены только тонкими и нерегулярно расположенными продольными волокнами. Непосредственно после объединения появляются кольцевые мышечные волокна; расстояния между соседними волокнами — до 2 мкм. На некотором расстоянии от места объединения семявыносящих каналов по ходу протоков мужской половой системы имеется вздутие — семенной пузырек. После него идет короткий семяпровод, заканчивающийся половой папиллой. В семенном пузырьке расстояния между кольцевыми волокнами составляют в среднем около 1 мкм; в семя-

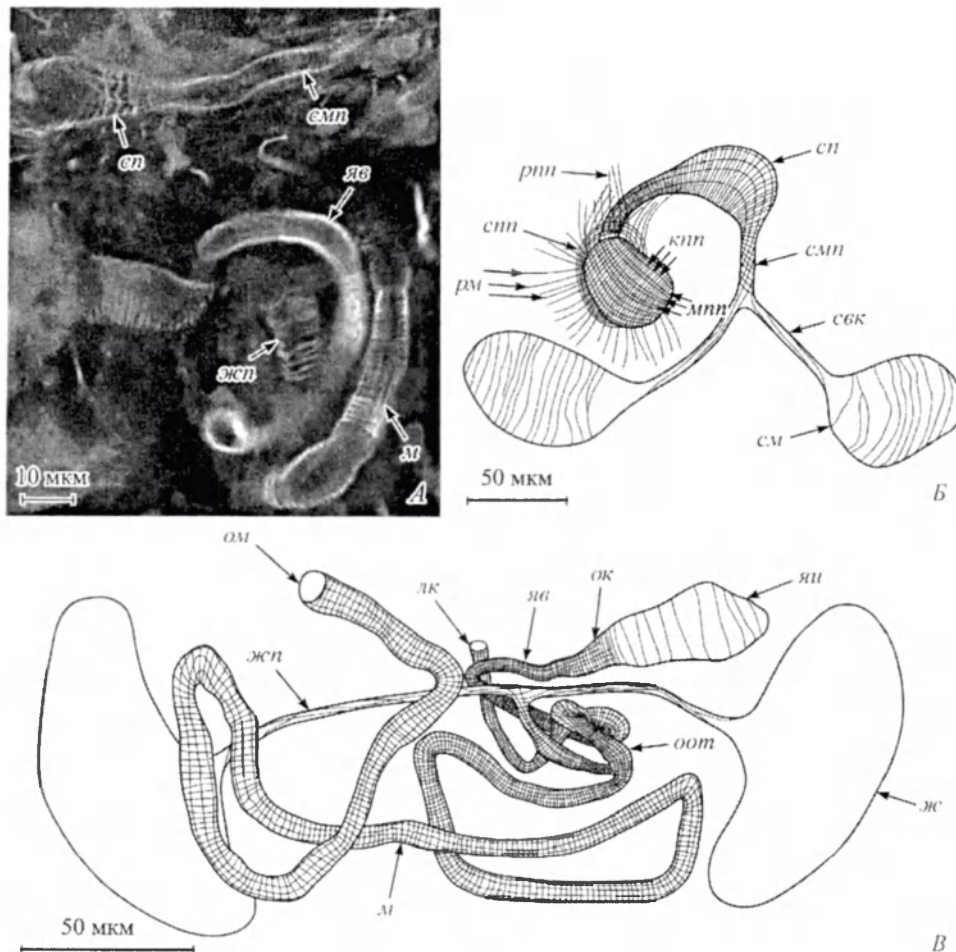


Рис. 4. Мышечные элементы протоков половой системы метацеркарий *Microphallus pygmaeus*.

А — некоторые участки протоков половой системы (изображение с КСЛМ); Б — схема расположения мышечных волокон в стенках протоков мужской половой системы; В — схема расположения мышечных волокон в стенках протоков женской половой системы. жс — желточники; жсп — общий проток желточников; кпп — кольцевые мышцы половой папиллы; лк — Лаурсеров канал; м — матка; мпп — меридиональные мышцы половой папиллы; ок — овикапт; ом — отверстие матки; оот — оотип; рм — радиальные мышцы вокруг половой папиллы; сгк — семявыносящий канал; см — семсники; смп — семяпровод; сн — семенной пузырек; яи — яичник; яв — яйцевод. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

Fig. 4. Muscular elements of the ducts of reproductive system in the *Microphallus pygmaeus* metacercaria.

проводе — около 0.5 мкм (рис. 4, а, б). Половая папилла расположена непосредственно справа от брюшной присоски. В составе ее стенки хорошо заметны наружные кольцевые и продольные, а также радиальные мышечные волокна; по-видимому, под слоем радиальных должны располагаться внутренние продольные и кольцевые волокна, но они не различимы. Наружные меридиональные волокна характеризуются парным расположением (расстояния между парами — до 1.5 мкм, между волокнами одной пары — до 0.5 мкм). Радиальная мускулатура развита очень сильно (рас-

стояния между соседними пучками — около 1 мкм; толщина пучков — до 2 мкм). Кроме того, с половой папиллой связаны следующие группы мышц: кольцевые мышцы, образующие сфинктер вокруг ямки, со дна которой отходит папилла; и радиальные волокна, отходящие от этой ямки. Радиальные волокна на переднем крае ямки собраны в крупный пучок, служащий, по-видимому, ретрактором половой папиллы (рис. 2, з).

Яичник расположен слева от брюшной присоски, в его стенке имеются тонкие и редко лежащие кольцевые мышечные волокна (расстояния между соседними волокнами — 3—4 мкм) (рис. 4, в). В стенке овикапта частота расположения кольцевых волокон увеличивается, появляются продольные мышечные волокна. Далее на всем своем протяжении проводящие пути женской половой системы имеют наружный слой продольных и внутренний слой кольцевых мышечных волокон (рис. 4, а, в). В стенке яйцевода (диаметр — 6 мкм) эти волокна расположены очень плотно (расстояния — до 0.5 мкм). В стенке оотипа и Лаурерова канала мышечные волокна расположены реже (расстояния — до 1 мкм). После Лаурерова канала в яйцевод впадает общий проток желточников (диаметр до 6 мкм). Сами желточники расположены на заднем конце тела по бокам; их протоки (диаметр до 4 мкм) идут вперед и сливаются позади брюшной присоски. Мускулатура этих протоков представлена только нерегулярно расположенными продольными волокнами (расстояния — до 3 мкм; иногда они пересекаются). Однако в составе стенки общего протока желточников появляются и кольцевые волокна (расстояния — до 1 мкм). Мускулатура на проксимальном участке матки постепенно разреживается по сравнению с яйцеводом и оотипом, и на большем ее протяжении расстояния как между соседними кольцевыми, так и между соседними продольными волокнами составляют около 2 мкм. Отверстие матки расположено на дне ямки, рядом с половой папиллой.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Всю совокупность мышечных элементов в составе тела трематод можно условно разделить на 3 группы: мускулатура общего назначения (мышечные элементы кожно-мускульного мешка, «паренхимная» мускулатура), мускулатура прикрепительных органов (ротовая и брюшная присоски) и мускулатура внутренних органов (пищеварительного тракта, мочевого пузыря, протоков половой системы) (Галактионов, Добровольский, 1987; Halton, Maule, 2004).

Морфологические особенности мускулатуры общего назначения метатеркарий *M. pygmaeus* в целом вписываются в рамки классических представлений (Скрябин, 1947; Гинецинская, 1968; Halton, Maule, 2004, и др.). В состав кожно-мускульного мешка входят слои кольцевых, продольных и диагональных волокон. Однако расположение продольных и диагональных волокон в задней части тела характеризуется рядом особенностей, ранее не обнаруженных у других видов трематод. Продольные волокна брюшной стороны тела оканчиваются, не доходя до экскреторной поры; а продольные волокна дорсальной и латеральных поверхностей тела переходят с правой стороны на левую, образуя дугу вокруг экскреторной поры. Кроме того, на вентральной стороне имеются дополнительные диагональ-

ные мышцы, занимающие заднюю треть постацетабулярного отдела. Описанные особенности, как мы полагаем, обусловлены наличием парных прикрепительных желез на заднебоковых краях тела (Зеликман, 1966). Эти железы характерны для всех микрофаллид группы «*pygmaeus*». Они, по-видимому, используются для первичного прикрепления при попадании паразита в кишечник окончательного хозяина. Возможно, необычное расположение продольных и диагональных волокон способствует поддержанию оптимальной для прикрепления формы заднего конца тела.

Дополнительные группы «кожных» мышечных волокон, выполняющие специфические функции (например: мускулатура, окружающая брюшную присоску *Levinseniella belopolskoi* (Хуан, 1962); концентрические волокна в задней части тела *Numeniotrema bracteolata* (Белопольская, 1963)), у метацеркарий *M. pygmaeus* не обнаружены.

Паренхимная мускулатура представлена дорсо-вентральными мышцами, а также задними ретракторами брюшной присоски (которые, очевидно, являются производным дорсо-вентральных мышц) и постерио-радиальными волокнами. Дополнительные продольные волокна, описанные у некоторых видов трематод (Ястребов, 1997, 1998) и в частности у других представителей сем. Microphallidae (Белопольская, 1963), в паренхиме отсутствуют. Наличие мощно развитой дорсо-вентральной мускулатуры в локомоторном отделе тела позволяет предположить, что *M. pygmaeus* при переходе к кишечному паразитизму в окончательном хозяине использует всю вентральную поверхность локомоторного отдела тела для прикрепления. Таким образом, формируется функциональный комплекс аналогичный вентральной впадине, которая характерна для представителей сем. Notocotylidae (Гинецинская, 1968; Ястребов, 1997).

Сократительные элементы ротовой и брюшной присосок *M. pygmaeus*, как и у большинства трематод (Скрябин, 1947; Гинецинская, 1968; Halton, Maule, 2004, и др.), представлены кольцевыми, меридиональными и радиальными волокнами. Относительно слабое развитие мускулатуры брюшной присоски свидетельствует о том, что она не может в полной мере выполнять прикрепительную функцию в организме окончательного хозяина. Это косвенно подтверждает предположение о наличии вентральной впадины у *M. pygmaeus*.

У трематод в пищеварительном тракте, мочевом пузырьке и протоках половой системы мускулатура представлена продольными и кольцевыми волокнами; диагональные волокна отсутствуют (Halton, Maule, 2004, и др.). Однако у некоторых видов трематод продольные волокна могут отсутствовать в разных отделах пищеварительной системы (McMichael-Phillips et al., 1994; Mair et al., 2000; Stewart et al., 2003a). У метацеркарий *M. pygmaeus*, напротив, отсутствуют кольцевые волокна в префаринксе. В кишке мышечные волокна располагаются реже, чем в пищеводе, что также характерно для *Apatemon cobitidis proterorhini* (Stewart et al., 2003b), *Schistosoma mansoni* (Mair et al., 2000) и *Fasciola hepatica* (Mair et al., 1998). У *M. pygmaeus* во всех отделах пищеварительной системы продольные волокна лежат снаружи. Аналогичное расположение слоев характерно для метацеркарий *Ap. cobitidis proterorhini* (Stewart et al., 2003b), а также для пищевода и ветвей кишки церкарий *Diplostomum pseudospathaceum* (Czubaј, Niewiadomska, 1997). Однако у некоторых других трематод снаружи

располагаются кольцевые волокна (Halton, Maule, 2004; Šebelová et al., 2004). По-видимому, этот признак варьирует у разных видов.

В расположении мышечных элементов мужской половой системы *M. pygmaeus* имеется ряд сходств с *Bucephaloides gracilescens* (Stewart et al., 2003a). У *M. pygmaeus* вокруг семенников также расположены редкие тонкие волокна. Кроме того, у обоих видов имеются только редкие продольные волокна в семявыносящих каналах. В стенках половой папиллы *M. pygmaeus* есть радиальные волокна, что характерно для копулятивных органов других трематод (Halton, Maule, 2004).

В стенке яичника *M. pygmaeus* имеются кольцевые волокна, что наблюдается также у *Prosthodendrium ascidia* (Подвязная, 1990). Как и у некоторых других видов трематод (Mair et al., 1998; Stewart et al., 2003a), в протоках желточников *M. pygmaeus* мускулатура весьма слабо выражена. Однако в отличие от марит *Schistosoma mansoni*, она представлена не кольцевыми (Mair et al., 2000), а продольными волокнами. В матке *M. pygmaeus* мускулатура разрежена, что также характерно для *Sch. mansoni* (Mair et al., 2000), *B. gracilescens* (Stewart et al., 2003a) и *P. ascidia* (Подвязная, 1990).

В целом можно отметить, что характер расположения мышечных элементов в стенках внутренних органов сильно варьирует у разных видов трематод и является функционально обусловленным.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Мы бы хотели поблагодарить А. А. Добровольского и А. И. Грановича за общее руководство и обсуждение текста, а также Е. В. Сабанееву за обучение работе с конфокальным микроскопом и предоставление реактивов и О. Г. Манылова за обучение методике изготовления препаратов.

#### Список литературы

- Белопольская М. М. 1949. Цикл развития трематоды *Spelotrema pygmaeum*, паразитирующей у птиц. Докл. АН СССР. 66: 133—137.
- Белопольская М. М. 1963. Семейство Microphallidae Travassos, 1920. В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 21 / Под ред. К. И. Скрябина. М.: Изд-во АН СССР. 325—334.
- Галактионов К. В. 1993. Жизненные циклы трематод как компоненты экосистем. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. 184 с.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы «pygmaeus» (Trematoda: Microphallidae). Эколого-паразитологические исследования северных морей. Апатиты.
- Галактионов К. В., Добровольский А. А. 1987. Гермафродитное поколение трематод. Л.: Наука. 27—29.
- Гинецинская Т. А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 411 с.
- Зеликман Э. А. 1966. Некоторые эколого-паразитологические связи на литорали северной части Кандакшского залива. Тр. Мурманского морского биологического института. 10 (14): 7—77.
- Подвязная И. М. 1990. Строение женской половой системы *Prosthodendrium ascidia* (Trematoda, Lecithodendriidae). В кн.: Паразитические и свободноживущие плоские

- черви: фаунистика и морфология / Под ред. Ю. В. Мамкаева, Б. И. Иоффе. Л.: Изд-во ЗИН. 61—78.
- Скрябин К. И. 1947. Анатомическая характеристика дигенетических трематод. В кн.: Трематоды животных и человека. Т. 1. Под ред. К. И. Скрябина. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 12—27.
- Хуан Шен-и. 1962. Новые и редкие виды гельминтов охотничье-промысловых птиц нижнего Амура. Тр. Гельминтол. лаборатории АН СССР. 22: 301—316.
- Ястребов М. В. 1997. Мускулатура тела некоторых трематод и фиксация фаз в эволюции присасывательной функции. Зоол. журн. 76 (6): 645—656.
- Ястребов М. В. 1998. Архитектоника мускулатуры трематод и некоторые пути эволюции их локомоторных аппаратов. В кн.: Теоретические и прикладные проблемы гельминтологии. М. 273—280.
- Czubaj A., Niewiadomska K. 1997. The muscular system of the cercaria of *Diplostomum pseudospathaceum* Niew., 1984 (Digenea): A phalloidin-rhodamine fluorescence and TEM study. Acta Parasitol. 42: 199—218.
- Galaktionov K. V., Dobrovolskij A. A. 2003. The biology and evolution of trematodes. Boston—Dordrecht—London: Kluwer Acad. Publ. 592 c.
- Halton D. W., Maule A. G. 2004. Flatworm nerve-muscle: structural and functional analysis. Canad. journ. zool. 82: 316—333.
- Mair G. R., Maule A. G., Shaw C., Johnston C. F., Halton D. W. 1998. Gross anatomy of the muscle system of *Fasciola hepatica* as visualized by phalloidin-fluorescence and confocal microscopy. Parasitology. 117: 75—82.
- Mair G. R., Maule A. R., Day T. A., Halton D. W. 2000. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni*. Parasitology. 121: 163—170.
- McMichael-Phillips D. F., Lewis J. W., Thorndyke M. C. 1994. Ultrastructure of the digestive system of the cercaria of *Sanguinicola inermis* Piehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae). Systematic Parasitol. 29: 1—12.
- Šebelová S., Stewart M. T., Mousley A., Fried B., Marks N. J., Halton D. W. 2004. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy. Parasitol. Res. 93: 196—206.
- Stewart M. T., Marks N. J., Halton D. W. 2003a. Neuroactive substances and associated major muscle systems in *Bucephaloides gracilescens* (Trematoda: Digenea) metacercaria and adult. Parasitol. Res. 91: 12—21.
- Stewart M. T., Mousley A., Koubkova B., Šebelová S., Marks N. J., Halton D. W. 2003b. Gross anatomy of the muscle systems and associated innervation of *Apatemon cobitidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidea), as visualized by confocal microscopy. Parasitology. 126(3): 273—282.

#### MUSCULAR SYSTEM OF THE MICROPHALLUS PYGMAEUS METACERCARIA (TREMATODA: MICROPHALLIDAE)

D. Yu. Krupenko

*Key words:* *Microphallus pygmaeus*, metacercaria, musculature, anatomy.

#### S U M M A R Y

The musculature of body wall, attachment organs (oral and ventral suckers), and internal organs (alimentary tract, excretory bladder, and ducts of reproductive system) of the *Microphallus pygmaeus* metacercaria are described. An unusual arrangement of longitude and diagonal muscles was found in the hind part of the metacercaria body. Longitude fibers of dorsal and lateral body surfaces are bow-shaped and bend round the excretory pore along its ventral margin. An additional group of diagonal fibers is situated in the hind part of ventral body surface.